Évaluation du potentiel des moules d'élevage (*Mytilus edulis*) à ingérer des larves de homard (*Homarus americanus*) de stade I

L. Gendron, A.M. Weise, M. Fréchette, P. Ouellet, C.W. McKindsey et L. Girard

Direction Régionale des Sciences
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
C.P. 1000, 850 route de la Mer
Mont-Joli, Québec, G5H 3Z4

2003

Rapport canadien à l'industrie sur les sciences halieutiques et aquatiques 274

Pêches et Océans Canada | Fisheries and Oceans Canada

Canada

Rapport canadien à l'industrie sur les sciences halieutiques et aquatiques

Les rapports à l'industrie contiennent les résultats des activités de recherche et de développement qui peuvent être utiles à l'industrie pour des applications immédiates ou futures. Ils sont surtout destinés aux membres des secteurs primaire et secondaire de l'industrie des pêches et de la mer. Il n'y a aucune restriction quant au sujet; de fait, la série reflète la vaste gamme des intérêts et des politiques du ministère des Pêches et des Océans, c'est-à-dire les sciences halieutiques et aquatiques.

Les rapports à l'industrie peuvent être cités comme des publications intégrales. Le titre exact paraît au-dessus du résumé de chaque rapport. Les rapports à l'industrie sont indexés dans la base de données *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts*.

Les numéros 1 à 91 de cette série ont été publiés à titre de rapports sur les travaux de la Direction du développement industriel, de rapports techniques de la Direction du développement industriel, et de rapports techniques de la Direction des services aux pêcheurs. Les numéros 92 à 110 sont parus à titre de rapports à l'industrie du Service des pêches et de la mer, ministère des Pêches et de l'Environnement. Le nom actuel de la série a été établi lors de la parution du numéro 111.

Les rapports à l'industrie sont produits à l'échelon régional, mais numérotés à l'échelon national. Les demandes de rapports seront satisfaites par l'établissement d'origine dont le nom figure sur la couverture et la page du titre. Les rapports épuisés seront fournis contre rétribution par des agents commerciaux.

Canadian Industry Report of Fisheries and Aquatic Sciences

Industry reports contain the results of research and development useful to industry for either immediate or future application. They are directed primarily toward individuals in the primary and secondary sectors of the fishing and marine industries. No restriction is placed on subject matter, and the series reflects the broad interests and policies of the Department of Fisheries and Oceans, namely, fisheries and aquatic sciences.

Industry reports may be cited as full publications. The correct citation appears above the abstract of each report. Each report is indexed in the data base *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts*.

Numbers 1-91 in this series were issued as Project Reports of the Industrial Development Branch, Technical Reports of the Industrial Development Branch, and Technical Reports of the Fisherman's Service Branch. Numbers 92-110 were issued as Department of Fisheries and Environment, Fisheries and Marine Service Industry Reports. The current series name was changed with report number 111.

Industry reports are produced regionally but are numbered nationally. Requests for individual reports will be filled by the issuing establishment listed on the front cover and title page. Out-of-stock reports will be supplied for a fee by commercial agents.

104-02771/

Rapport canadien à l'industrie
sur les sciences halieutiques et aquatiques 274

2003

Évaluation du potentiel des moules d'élevage (*Mytilus edulis*) à ingérer des larves de homard (*Homarus americanus*) de stade I

L. Gendron, A.M. Weise, M. Fréchette, P. Ouellet, C.W. McKindsey et L. Girard

Direction Régionale des Sciences
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
C.P. 1000, 850, route de la Mer
Mont-Joli, QC
G5H 3Z4

© Sa Majesté la Reine du Chef du Canada, 2003.

No. de cat. Fs 97-14/274 ISSN 0704-3708

On devra citer la publication comme suit :

Gendron, L., A.M. Weise, M. Fréchette, P. Ouellet, C.W. McKindsey et L. Girard. 2003. Évaluation du potentiel des moules d'élevage (*Mytilus edulis*) à ingérer des larves de homard (*Homarus americanus*) de stade I. Rapp. can. ind. sci. halieut. aquat. 274 : vii + 20 p.

This publication is also available in English.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX iv

LISTE DES FIGURES v

RÉSUMÉ vi

ABSTRACT vii

1.0 INTRODUCTION 1

2.0 MATÉRIEL ET MÉTHODES 3

2.1 LARVES DE HOMARD 3
2.2 MOULES 3
2.3 DESCRIPTION DES EXPÉRIENCES 5
2.3.1 Expérience 1 : Interactions dans un espace semi-confiné 5
2.3.2 Expérience 2 : Interactions dans un espace restreint 6
2.3.3 Expérience 3 : Évaluation de la fréquence des interactions à l'aide d'images vidéo 7
2.4 MESURES DE FLUORESCENCE 7

3.0 RÉSULTATS 8

3.1 EXPÉRIENCE 1 : INTERACTIONS DANS UN ESPACE SEMI-CONFINÉ 8
3.2 EXPÉRIENCE 2 : INTERACTIONS DANS UN ESPACE RESTREINT 10
3.3 EXPÉRIENCE 3 : ÉVALUATION DE LA FRÉQUENCE DES INTERACTIONS À L'AIDE D'IMAGES VIDÉO 11

4.0 DISCUSSION ET CONCLUSION 16

5.0 REMERCIEMENTS 18

6.0 RÉFÉRENCES 18

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Caractéristiques des moules utilisées dans l'expérience 1 4

Tableau 2. Caractéristiques des moules utilisées dans l'expérience 2. 5

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Vue externe (a) et anatomie interne (b) d'une moule (images tirées de Meyer et Möbius 1872 et http://biodidac.bio.uottawa.ca/) 1

Figure 2. Femelle et larves de homard dans un bassin Kreisel de 60 L (a) et larve de homard de stade I (b) 3

Figure 3. Montage expérimental pour évaluer les interactions entre les larves de homard et les moules dans un espace semi-confiné (expérience 1) 6

Figure 4. Montage expérimental pour la deuxième expérience où les larves de homard se retrouvent avec les moules dans un espace restreint 6

Figure 5. Montage expérimental pour l'évaluation de la fréquence des interactions à l'aide d'images vidéo (expérience 3) 7

Figure 6. Répartition des larves de homard après 20 et 60 minutes dans les seaux contenant (a) une section de boudin de moules vivantes, (b) une section de boudin de moules mortes et (c) aucune moule. Données de la deuxième série de l'expérience 1 9

Figure 7. Indices de la concentration de phytoplancton (unités de fluorescence·1,2 mL^{-1}) pour les trois traitements : (a) moules vivantes, (b) moules mortes et (c) aucune moule. Les symboles réfèrent à la série et au seau : série 1, seau 1 (cercle noir); série 1, seau 2 (cercle ouvert); série 2, seau 1 (triangle noir); série 2, seau 2 (triangle ouvert) 10

Figure 8. Indices de la concentration de phytoplancton (unités de fluorescence·1,2 mL^{-1}) dans chacun des quatre béchers lors de l'expérience 2 11

Figure 9. Types de comportements observés : (a) la nage libre de la larve sans contact avec la moule, (b) le contact de la larve avec le manteau de la moule suivi par la fermeture du manteau et la fuite de la larve loin de la moule, et (c) le contact de la larve avec la paroi extérieure des coquilles de la moule sans causer de réaction de la part de la moule. Les images (a) et (b) ont été prises avec une moule des îles de la Madeleine tandis que l'image (c) montre une moule de Carleton 13

Figure 9 (suite). Types de comportements observés : (d) contact, capture de la larve dans le manteau de la moule suivi de la fuite de la larve suite à l'ouverture du manteau, et (e) contact et emprisonnement de la larve dans la moule. Les images (d) et (e) ont été prises avec une moule de Carleton 14

Figure 10. Fréquence d'occurrence de chaque type de comportement observé entre des larves de homard et une moule dans (a) la série 1 (moules de Carleton) et (b) la série 2 (moules des îles de la Madeleine) 15

RÉSUMÉ

Gendron, L., A.M. Weise, M. Fréchette, P. Ouellet, C.W. McKindsey et L. Girard. 2003. Évaluation du potentiel des moules d'élevage (*Mytilus edulis*) à ingérer des larves de homard (*Homarus americanus*) de stade I. Rapp. can. ind. sci. halieut. aquat. 274 : vii + 20 p.

Au Québec, la mytiliculture est en plein essor et se développe présentement dans des secteurs où le homard est présent et où il est probable de retrouver des larves de homard. Les pêcheurs de homard s'interrogent à savoir si la mytiliculture peut représenter un danger pour les larves de homard. Ils évoquent la possibilité que les moules puissent ingérer les larves de homard et causer leur mort. L'objectif de ce projet était d'évaluer si les larves de homard (*Homarus americanus*) de stade I sont capturées par les moules d'élevage (*Mytilus edulis*) lorsque placés ensemble et de déterminer, le cas échéant, si cette ingestion pouvait tuer ou blesser la larve. Dans une première série d'expériences, des larves ont été mises en présence de sections de boudins de moules dans des seaux de 30 L. Puisque très peu de larves sont entrées en contact avec les moules, nous avons mené une deuxième série d'expériences en milieu restreint (béchers de 4 L), forçant alors les larves à entrer en contact avec les moules. Cette expérience a permis de décrire 5 types de comportements dont la fréquence d'occurrence a été évaluée à partir d'images vidéo tournées lors d'une troisième série d'expériences. Les résultats montrent que lorsque l'espace n'est pas restreint, les larves de homard ne vont pas sur les moules. En milieu restreint, les larves nagent librement autour des moules et ne sont pas entraînées par leur courant inhalant. Les comportements les plus fréquents observés au cours de deux séries d'observations étaient la nage libre de la larve sans contact avec la moule (66%-74%), le contact de la larve avec le manteau de la moule suivi par la fermeture du manteau et de la fuite de la larve (18%-27%), et le contact de la moule avec la paroi extérieure des coquilles de la moule sans réaction de la part de la moule (5%-7%). Occasionnellement (1%), des larves ont été emprisonnées pendant quelques secondes dans le manteau de la moule mais elles ont pu s'échapper par la suite. Ces larves semblaient intactes. Il n'y a qu'en deux occasions seulement (<1%) que des larves ayant pénétré à l'intérieur d'une moule n'ont pas été vues en ressortir. Ceci s'est produit à la fin des expériences alors que les larves semblaient moins actives. Selon nos observations, rien n'indique que l'ingestion des larves de homard par les moules peut constituer un danger pour les populations de homard.

ABSTRACT

Gendron, L., A.M. Weise, M. Fréchette, P. Ouellet, C.W. McKindsey et L. Girard. 2003. Évaluation du potentiel des moules d'élevage (*Mytilus edulis*) à ingérer des larves de homard (*Homarus americanus*) de stade I. Rapp. can. ind. sci. halieut. aquat. 274 : vii + 20 p.

In Quebec, mussel aquaculture is expanding rapidly and is being developed in areas where lobster is present and where lobster larvae are likely to be found. Lobster fishermen are concerned that mussel aquaculture could pose a threat to lobster larvae. They believe that cultured mussels may ingest or otherwise kill lobster larvae. The objective of this study was to evaluate the potential of cultured mussels (*Mytilus edulis*) to ingest stage I lobster (*Homarus americanus*) larvae and, if this does occur, determine whether this ingestion kills or otherwise harms the larvae. In a first series of experiments, larvae were placed with mussel sleeve sections in 30-L buckets. Since very few larvae came into contact with the mussels, a second series of experiments was conducted in a more confined area (4 L beakers), forcing the larvae to interact with the mussels. This experiment allowed us to describe five types of behaviour. The frequency of each type of behaviour was evaluated during a third series of experiments using a video camera. Our results show that lobster larvae do not approach mussels when placed in a large enclosure. In a more confined area, the larvae swim freely around the mussels and are not caught up by the inhalant current created by the mussels. The most frequent behaviours recorded during two trials were larvae swimming around the mussels (66%-74%), larvae touching the mussels' mantle, followed by the mantle closing and the larvae swimming away from the mussel apparently unharmed (18%-27%), and larvae touching the mussels' shell without any reaction from the mussel (5%-7%). Occasionally (1%) a larva was imprisoned in the mussel for several seconds but was able to escape, apparently unharmed once the mussel re-opened. On only two occasions (< 1%), larvae were not seen again after having entered the mussels. This occurred at the end of trials when the larvae were less active. From our observations, it is reasonable to believe that ingestion of lobster larvae by mussels does not constitute a threat for lobster populations.

1.0 INTRODUCTION

L'élevage de la moule bleue (*Mytilus edulis*) est en plein essor au Québec. La production annuelle est passée d'une moyenne de 121 t pour la période allant de 1996 à 1999 à 234 t en 2000 et à 492 t en 2001 (Gouvernement du Québec 2002). De plus, les objectifs de production sont de 2000 t d'ici quelques années (Gouvernement du Québec 2002). La mytiliculture se développe présentement dans des secteurs maritimes où le homard est présent et où il est probable de retrouver des larves de homard dans la colonne d'eau. Les pêcheurs de homard sont inquiets et s'interrogent à savoir si la mytiliculture peut représenter un danger pour les larves de homard. Ils évoquent la possibilité que les moules puissent ingérer les larves de homard et ainsi causer leur mort.

Les moules sont des animaux filtreurs qui se nourrissent en retenant les éléments en suspension dans l'eau de mer. L'eau est aspirée grâce au siphon inhalant (Figure 1). Les particules sont filtrées par l'action des branchies. Les aliments sont triés et ceux qui sont retenus par la moule sont acheminés dans le système digestif par les palpes labiaux puis passent par l'œsophage qui conduit à l'estomac où ils sont digérés. Les résidus de la digestion sont ensuite acheminés par l'intestin jusqu'à l'orifice anal qui débouche dans le siphon exhalant. Lorsque les particules sont trop grosses pour être retenues sur les branchies ou ingérées, ou qu'elles sont trop concentrées, elles sont amalgamées dans un mucus sous forme de pseudofèces par les palpes labiaux et rejetées par le siphon exhalant.

(a) (b)

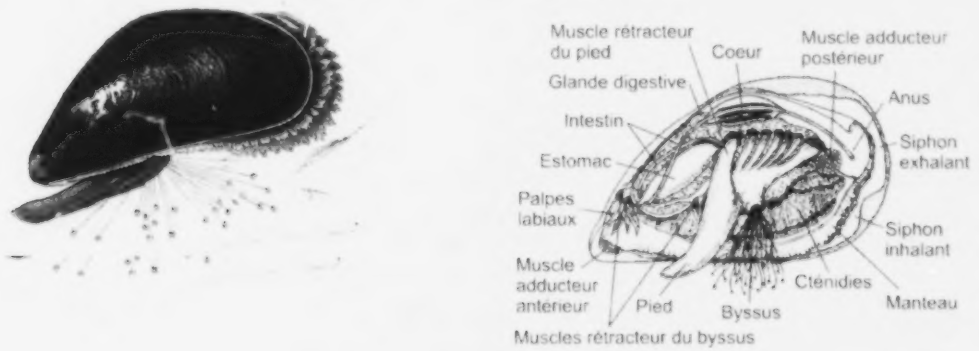


Figure 1. Vue externe (a) et anatomie interne (b) d'une moule (images tirées de Meyer et Möbius 1872 et http://biodidac.bio.uottawa.ca/).

Les moules filtrent et ingèrent une variété de particules en suspension incluant du phytoplancton, des bactéries, des détritus et du microzooplancton (Bayne et Newell 1983, Griffiths et Griffiths 1987, Horsted *et al.* 1988, Jones *et al.* 1990, Jørgensen 1991, Norén *et al.* 1999). Bien que des études antérieures aient montré la présence de fragments d'animaux dans les estomacs ou les fèces de bivalves (Cowden *et al.* 1984, Nelson 1933 et Savage 1925 cités dans Lehane et Davenport 2002), ces derniers sont généralement considérés comme étant des herbivores. Récemment toutefois, des études en laboratoire et de terrain ont montré que des organismes benthiques et zooplanctoniques pouvaient être ingérés par *M. edulis* (Davenport *et al.* 2000, Lehane et Davenport 2002). Les résultats de ces études indiquent que des nauplii d'*Artémia* sp. (300 µm) peuvent être ingérées par des moules de 30-35 mm et que des copépodes (1-1,2 mm) peuvent être inhalés. De plus, des copépodes (< 1,5 mm), des zoeae de crabes (2 mm), des œufs de poissons (1-2 mm), et des amphipodes (5-6 mm) ont été retrouvés dans les estomac des moules de cette taille. Les larves de homard de stade I ont par contre une taille plus grande que celle des organismes mentionnés ci-dessus. Elles mesurent environ 8 mm à l'émergence et atteignent 9,5 mm au stade II (Factor 1995). Cependant, on retrouve dans les sites mytilicoles actuellement en opération au Québec, des moules de taille plus grande que celles utilisées dans les expériences décrites ci-haut. Les moules d'élevage qui sont récoltées atteignent souvent une longueur de 70 mm. Il est vraisemblable de penser que des moules de cette taille peuvent consommer ou tuer du mésozooplancton, et potentiellement modifier le recrutement local d'organismes benthiques et de poissons.

Suite aux observations de Davenport *et al.* (2000) et de Lehane et Davenport (2002) sur l'ingestion de mésozooplancton par les moules, et afin de répondre aux inquiétudes exprimées par les pêcheurs de homard, nous avons voulu évaluer la capacité des moules à ingérer ou endommager des larves de homard de stade I. Le projet visait aussi à décrire, en utilisant des images vidéo, le comportement des moules et des larves de homards lorsque placées ensemble.

2.0 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 LARVES DE HOMARD

Les larves de homard (*H. americanus*) utilisées dans les expériences ont été obtenues de six femelles œuvées récoltées au large des îles de la Madeleine le 8 juillet 2002 par un pêcheur commercial. Les femelles sélectionnées étaient de petite taille (moyenne de 79 mm de longueur du céphalothorax, LC). Elles portaient des œufs de couleur orangée avec un embryon visible à l'œil nu. À leur arrivée à l'Institut Maurice-Lamontagne (IML), les femelles ont été placées individuellement dans des bassins Kreisel de 60 L (Figure 2a) à une température d'environ 15°C, comparativement à 13°C en milieu naturel. Les femelles étaient nourries aux deux jours de crevettes décongelées et hachées.

L'éclosion des larves a débuté pour deux femelles dès le lendemain de leur arrivée. Le début de l'éclosion de l'ensemble des femelles s'est étalé sur une période de six jours. De façon générale, l'éclosion de la totalité des larves d'une femelle se faisait sur six jours environ. Seules des larves de stade I, âgées de moins de 24 heures ont été utilisées pour les expériences. La durée du stade I est d'environ 5 jours à 15°C (voir revue par Ennis 1995). Elles étaient prélevées au moins une heure après avoir eu une ration alimentaire d'artémies (100 000 artémies par bassin Kreisel de 60 L, pour approximativement 1 000 à 3 000 larves). Cette ration est supérieure à ce qui est proposé comme ration optimale, à savoir quatre artémies par larve par jour (Carlberg et Van Olst 1976). La taille moyenne des larves de stade I variait de 1,95 à 1,98 mm LC selon les femelles. Cette taille correspond à une longueur totale d'environ 8,0 mm (Figure 2b).

(a) (b)

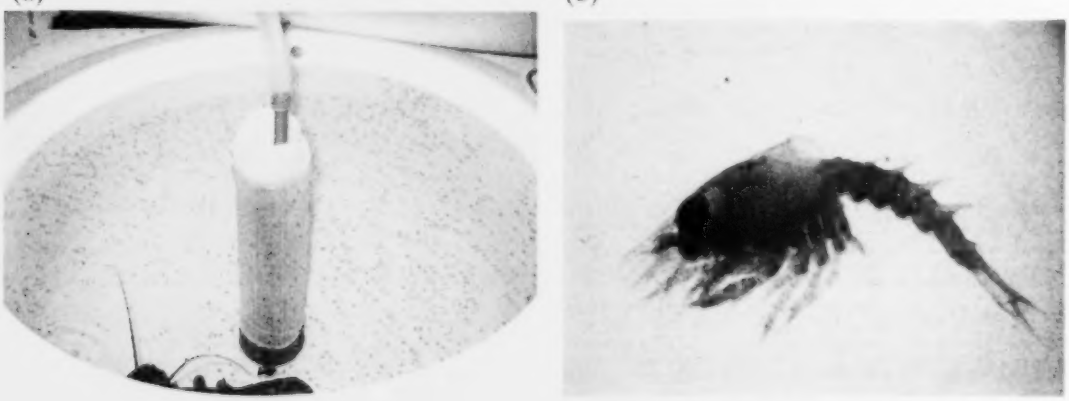


Figure 2. Femelle et larves de homard dans un bassin Kreisel de 60 L (a) et larve de homard de stade I (b).

2.2 MOULES

Les moules (principalement *M. edulis*) utilisées pour les expériences ont été acquises auprès de mytiliculteurs des îles de la Madeleine (expériences 1, 2, et 3) et de

Carleton (expérience 3). Des boudins prêts pour la commercialisation ont été transportés à l'IML par avion des îles de la Madeleine et par transport terrestre de Carleton. Pour l'expérience 1, quatre sections de boudins pesant environ 575 g (poids frais) chacune et contenant entre 65 et 79 moules ont été utilisées (Tableau 1). Le nombre de moules de plus de 50 mm variait entre 20 et 25 et comptaient pour plus de 90 % du poids total de la section de boudin. Pour les témoins de moules mortes (voir la description des expériences plus bas), des sections de boudins étaient congelées à –40 °C et décongelées dans l'eau de mer (10-15 °C) une heure avant le début des expériences. Une fois décongelées, elles étaient transférées dans les seaux expérimentaux. Les caractéristiques de ces boudins sont présentées au Tableau 1. Pour l'expérience 2, nous avons utilisé quatre sections de boudins de moules vivantes pesant environ 785 g, avec en moyenne 72 moules dont 26 étaient de taille supérieure à 50 mm, représentant entre 84 % et 90 % du poids total de la section de boudin (Tableau 2). Pour l'expérience 3, nous avons choisi des moules individuelles de taille supérieure à 70 mm.

Tableau 1. Caractéristiques des moules utilisées dans l'expérience 1.

	Boudins de moules vivantes			
	Série 1		Série 2	
Seau	1	2	1	2
Nombre total de moules	65	68	79	72
Poids du boudin (g) (moules seulement)	586,3	573,3	572,4	563,6
Moules ≥ 50 mm				
Nombre	23	21	25	20
Longueur moyenne (mm)	63,3	66,4	64,2	65,9
Longueur maximale (mm)	73,7	75,7	70,0	66,7
Poids moyen (g)	22,6	25,2	21,6	25,5
Poids maximal (g)	36,6	39,2	32,9	34,2
	Boudins de moules mortes			
	Série 1		Série 2	
Seau	1	2	1	2
Nombre total de moules	79	72	77	62
Moules ≥ 50 mm				
Nombre	26	28	26	21
Longueur moyenne (mm)	63,3	60,6	61,2	64,4
Longueur maximale (mm)	70,0	66,7	69,8	72,0

Chaque section de boudin avait approximativement une longueur de 15 cm et un diamètre de 12 cm (circonférence de 38 à 40 cm).

Tableau 2. Caractéristiques des moules utilisées dans l'expérience 2.

	Essai 1	Essai 2	Essai 3	Essai 4
Nombre total de moules	30*	74	65	76
Poids total (g)	677,4*	840,5	744,6	777,7
Moules ≥ 50 mm				
Nombre	26	26	26	26
Longueur moyenne (mm)	66,7	66,5	62,8	62,6
Longueur maximale (mm)	72,3	76,6	72,0	70,7
Poids moyen (g)	26,7	23,8	25,9	26,1
Poids maximal (g)	38,5	40,4	40,1	34,3

Chaque section de boudin avait approximativement une longueur de 15 cm et un diamètre de 12 cm (circonférence de 38 à 40 cm).

* Le dénombrement et les mesures de longueur et de poids des moules de taille inférieure à 20 mm n'ont pas été faits lors du premier essai.

2.3 Description des expériences

2.3.1 Expérience 1 : Interactions dans un espace semi-confiné

Dans une première série d'expériences, les larves de homard ont été mises en présence de moules dans un milieu assez ouvert, permettant aux larves de se déplacer librement et au besoin, d'éviter les moules. Des sections de boudin de moules vivantes mesurant environ 15 cm de long et 12 cm de diamètre étaient immergées dans des seaux de 30 litres et de 25 cm de diamètre (Figure 3). L'eau de mer était récoltée près de la surface à partir du quai de l'IML la journée même des expériences et filtrée sur un tamis de 100 µm afin d'éliminer les grosses particules. Pour acclimater les moules et les inciter à filtrer, les boudins étaient immergés dans l'eau de mer pendant au moins une heure avant le début des expériences. Par la suite, les boudins étaient transférés dans de nouveaux seaux contenant l'eau de mer filtrée (15 ± 0,5 °C). Le montage était constitué de deux seaux contenant chacun une section de boudin de moules vivantes, deux seaux contenant chacun une section de boudin de moules mortes et deux seaux ne contenant que de l'eau de mer. L'expérience incluait deux types de témoins. Les seaux de moules mortes visaient à évaluer l'effet de la structure physique des moules sur les larves. Le second témoin, à savoir les seaux sans moules, visait à déterminer la mortalité des larves liée aux conditions expérimentales autres que la présence des moules. Une légère circulation de l'eau était assurée par l'emploi d'agitateurs magnétiques placés au fond des seaux sous une grille de vexar. Trente larves ont été ajoutées à chaque seau. La répartition des larves dans la colonne d'eau ainsi que le comportement des moules et des larves ont été observés à l'œil nu pendant une heure. L'expérience a été répétée deux fois, avec des larves provenant de deux femelles différentes. Au terme des 60 minutes, toutes les larves étaient recueillies et observées afin de déterminer leur état (vivantes, mortes, blessées) et

voir si elles étaient enduites de mucus. Initialement, nous avions prévu répéter cette expérience quatre fois, mais devant l'absence de contact entre les larves et les moules, nous avons décidé d'interrompre cette expérience, et de poursuivre avec un montage en espace restreint avec un protocole permettant de dégager des tendances générales.

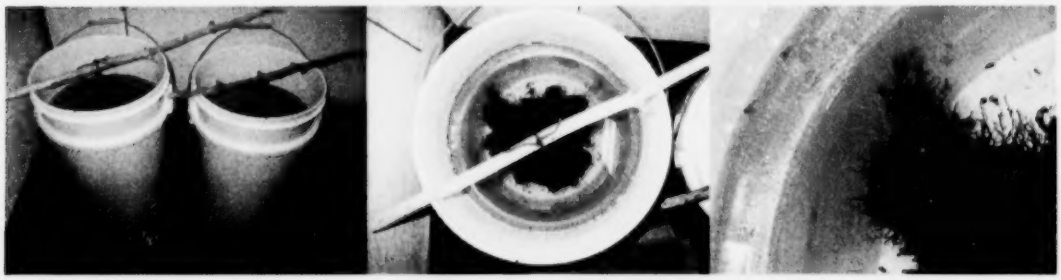


Figure 3. Montage expérimental pour évaluer les interactions entre les larves de homard et les moules dans un espace semi-confiné (expérience 1).

2.3.2 Expérience 2 : Interactions dans un espace restreint

En raison de l'absence de contact au cours de l'expérience 1 (voir section 3.1), une deuxième série d'expériences a donc été menée dans un milieu plus restreint, obligeant alors les larves de homard à être en contact avec les moules. Des boudins de moules vivantes ont été placés dans des béchers de 4 L. Les bords du boudin étaient en contact avec les parois du bécher et le niveau d'eau dans le bécher était environ 5 cm plus haut que le haut du boudin (Figure 4). Un agitateur magnétique placé au fond du bécher sous une grille de vexar assurait une légère circulation de l'eau. Trente larves ont été mises dans les béchers et le comportement des moules et des larves a été observé pendant 30 minutes. L'expérience a été répétée 4 fois avec des larves provenant de deux femelles différentes. Au terme des expériences, les larves de homard étaient recueillies, dénombrées et tout comme dans l'expérience 1, leur état était noté.

Figure 4. Montage expérimental pour la deuxième expérience où les larves de homard se retrouvent dans un espace restreint avec les moules.

2.3.3 Expérience 3 : Évaluation de la fréquence des interactions à l'aide d'images vidéo

Des séquences vidéo (Caméra Sony Digital 8 DCR-TRV210) ont été tournées afin de pouvoir décrire et quantifier la fréquence des différents comportements des moules et des larves qui avaient été observés au cours des deux premières expériences. Neuf moules de taille supérieure à 70 mm ont été disposées dans un réceptacle de vexar placé dans un bécher de 1,5 L dans lequel trente larves ont été ajoutées (Figure 5). Un agitateur magnétique, placé sous le réceptacle de vexar assurait une légère circulation de l'eau. Les moules étaient disposées de façon à ce que leurs siphons inhalent et exhalent soient bien visibles. Lors du premier montage (moules en provenance de Carleton), une moule a été filmée en continu pendant 20 minutes, jusqu'à ce que les larves de homard montrent des signes de ralentissement. Lors du deuxième montage, réalisé cette fois avec des moules en provenance des îles de la Madeleine, les images ont été tournées en continu pendant 30 minutes. Comme pour la première série d'observations, la caméra a été dirigée sur une moule en particulier. Les images vidéo ont par la suite été visionnées afin de dresser la liste des différents comportements observés, tant ceux des moules que ceux des larves de homard. Ensuite, les images ont été revues pour quantifier la fréquence de chacun des comportements. Chaque nouvelle larve qui apparaissait à l'écran était observée et son (ses) comportement(s) étai(en)t noté(s) jusqu'à ce qu'elle sorte de l'écran. Les observations pouvaient se faire sur plusieurs larves simultanément.

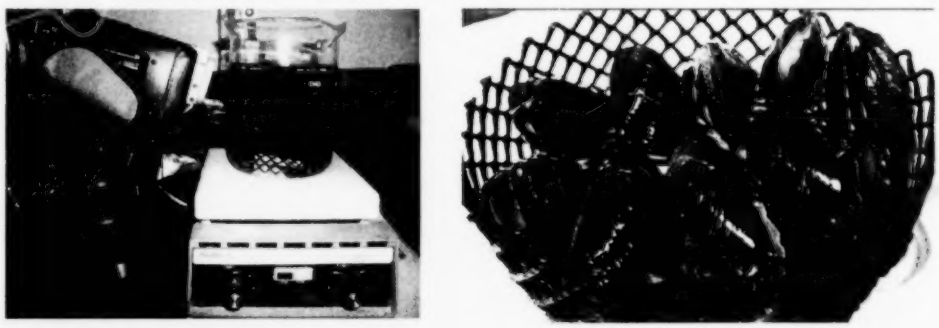


Figure 5. Montage expérimental pour l'évaluation de la fréquence des interactions à l'aide d'images vidéo (expérience 3).

2.4. Mesures de fluorescence

Des mesures de fluorescence ont été effectuées tout au long des expériences dans le but de confirmer l'activité de filtration des moules. Lors de la première expérience, trois échantillons de 1,2 mL ont été prélevés dans chaque seau aux 10 minutes. Chaque échantillon était placé dans 6,8 mL d'acétone pendant 24 heures, puis centrifugé pour extraire la chlorophylle. Les mesures de fluorescence ont été faites avec un fluorimètre selon la méthode de Phinney et Yentsch (1985). Lors de la deuxième expérience, les échantillons ont été prélevés aux 5 minutes. Il n'y a pas eu de mesures de fluorescence au cours de la troisième expérience. L'examen visuel du degré d'extension des siphons des moules a cependant permis de confirmer l'activité de filtration de celles-ci.

3.0 RÉSULTATS

3.1 Expérience 1. Interactions dans un espace semi-confiné

En présence de moules, qu'elles soient vivantes ou mortes, les larves de homard étaient majoritairement distribuées le long de la paroi des seaux. Dans les seaux ne contenant aucune moule, les larves étaient distribuées de façon plus homogène dans la colonne d'eau. Aucun contact entre une larve et une moule n'a été observé au cours des 60 minutes qu'a duré l'expérience. Les résultats obtenus avec une deuxième série de boudins de moules et de larves provenant d'une autre femelle étaient similaires (Figure 6). Après 20 minutes en présence de moules, près de 85 % des larves étaient distribuées le long de la paroi du seau, majoritairement en surface (Figure 6a). Seulement 15 à 20 % se tenaient en eau libre, près de la surface. Les larves en présence de boudins de moules mortes étaient aussi distribuées majoritairement le long de la paroi des seaux (Figure 6b). Dans les seaux ne contenant aucune moule, les larves étaient plutôt bien distribuées dans la colonne d'eau : autour de 50 à 60 % des larves étaient en eau libre (Figure 6c). La distribution des larves après 60 minutes était semblable à celle observée après 20 minutes. Comme dans la première série, aucun contact avec une moule n'a été observé au cours de l'expérience. On pourrait croire a priori que les larves de homard avaient un comportement d'évitement des moules. Toutefois, le comportement des larves observé au cours des expériences qui ont suivi ne permettent pas de supporter cette explication. Leur présence sur les parois du seau peut être due en partie à un effet du courant induit par l'agitateur magnétique, qui était peut-être différent lorsqu'il y avait un boudin dans le seau.

Les mesures de fluorescence effectuées tout au long de l'expérience (séries 1 et 2) ont permis de confirmer que les moules filtraient. La fluorescence, qui est un indicateur de la concentration de phytoplancton, est passée de 20,6 unités au début de l'expérience à 7,4 unités à la fin de l'expérience, soit une diminution de 64 % dans la série 1 (Figure 7a). Dans les seaux contenant les moules mortes ou ne contenant pas de moules, la fluorescence est restée constante tout au long de l'expérience (Figures 7b et c). Des résultats similaires ont été observés au cours de la deuxième série de mesures, quoiqu'une augmentation de la fluorescence est apparue dix minutes après le début de l'expérience dans un des deux seaux. Cette augmentation pourrait être due à la présence de sédiments ou de pseudofèces dans l'échantillon d'eau qui auraient pu être remis en suspension par l'agitateur magnétique.

Au cours de la première série, quelques larves (1 dans un seau contenant des moules vivantes, 3 dans un seau contenant des moules mortes et respectivement 2 et 7 dans les deux seaux sans moules) ont été retrouvées mortes, possiblement en raison de contacts avec l'agitateur magnétique au fond du seau. Toutes les larves de homard récupérées au terme de la seconde série étaient vivantes et vigoureuses.

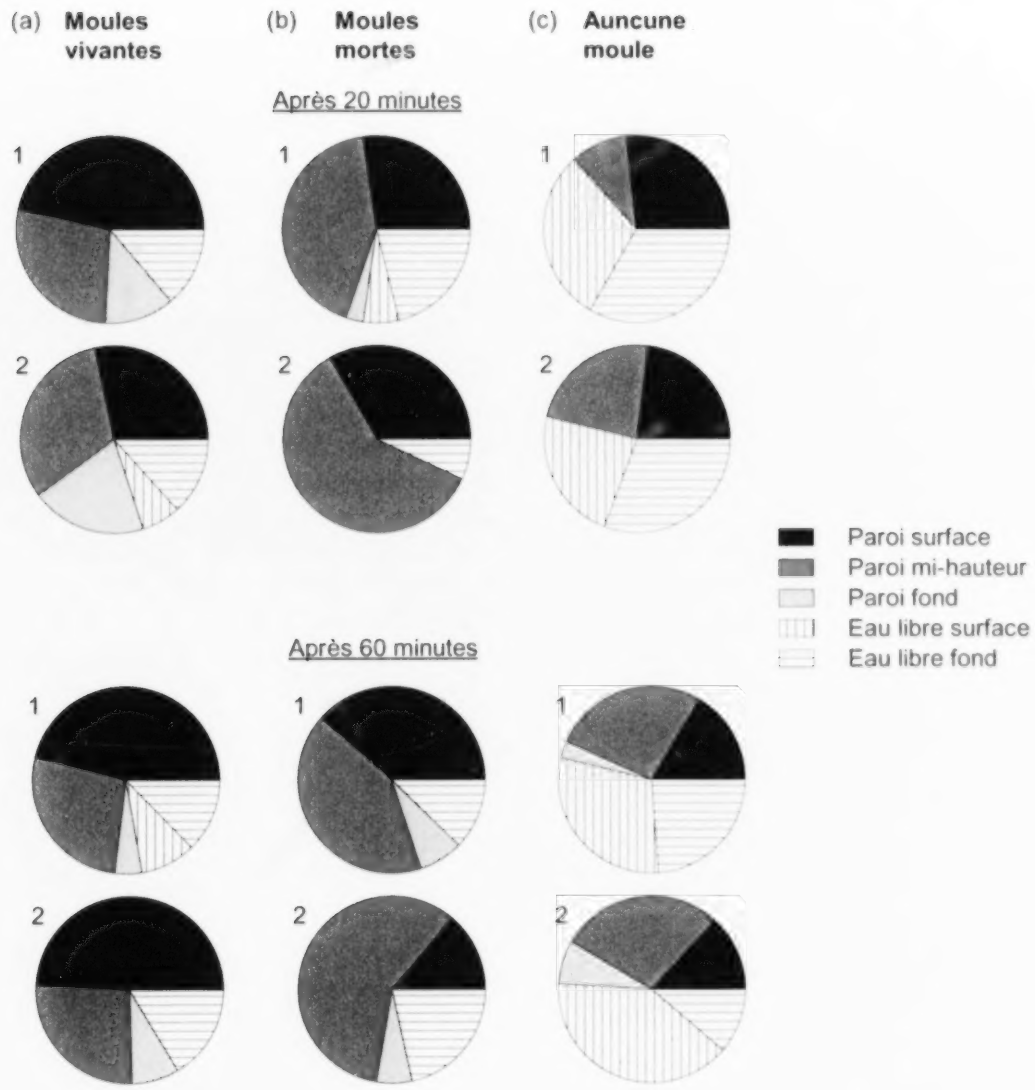


Figure 6. Répartition des larves de homard après 20 et 60 minutes dans les seaux contenant (a) une section de boudin de moules vivantes, (b) une section de boudin de moules mortes et (c) aucune moule. Données de la deuxième série de l'expérience 1. Les deux seaux de chaque traitement sont numérotées 1 et 2.

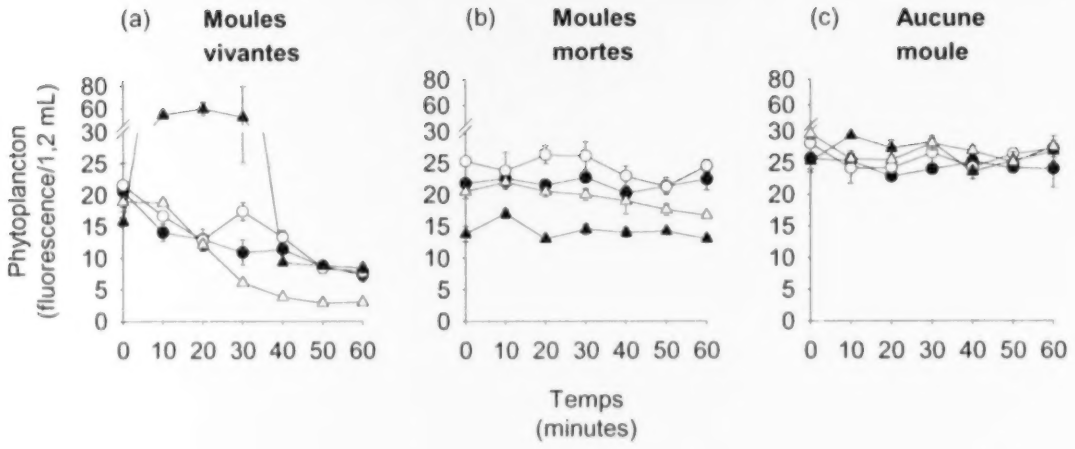


Figure 7. Indices de la concentration de phytoplancton (unités de fluorescence·1,2 mL^{-1}) pour les trois traitements : (a) moules vivantes, (b) moules mortes et (c) aucune moule. Les symboles réfèrent à la série et au seau : série 1, seau 1 (cercle noir); série 1, seau 2 (cercle ouvert); série 2, seau 1 (triangle noir); série 2, seau 2 (triangle ouvert). Les barres verticales indiquent l'écart-type autour de la moyenne des trois mesures de fluorescence.

3.2 Expérience 2. Interactions dans un espace restreint

Au terme de chacun des quatre essais réalisés en espace restreint, respectivement 29, 30, 28 et 29 des 30 larves utilisées dans chaque essai ont été récupérées. Au moment de la récupération des larves, les boudins étaient défaits afin de récupérer les larves prises dans les interstices entre les moules. Trois larves sont mortes au cours du troisième essai, possiblement en raison de contacts avec l'agitateur magnétique au fond du bécher (observations personnelles non consignées). Les larves mortes n'ont pas semblé avoir été inhalées par les moules (*i.e.*, elles n'étaient pas enduites de mucus). Les larves qui n'ont pas été retrouvées dans les béchers au terme des expériences ont probablement été introduites activement ou passivement dans les moules. Les moules n'ont pas été disséquées pour les retrouver.

L'activité de filtration des moules a été confirmée par les mesures de fluorescence (Figure 8). La fluorescence mesurée au cours du premier essai a été hors de l'échelle du fluorimètre aux temps T5 et T10, possiblement pour les mêmes raisons que celles évoquées plus haut (section 3.1). Par contre, entre le temps T15 et T20, la fluorescence a diminué de 18%. Entre le début et la fin des essais 2, 3 et 4, la fluorescence a diminué de 86%, 76% et 88% respectivement, démontrant l'activité filtrante des moules.

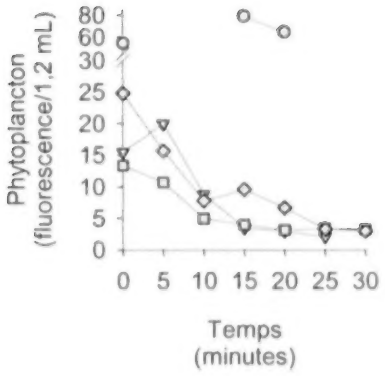


Figure 8. Indices de la concentration de phytoplancton (unités de fluorescence·1,2 mL^{-1}) dans chacun des quatre béchers lors de l'expérience 2.

3.3. Expérience 3. Évaluation de la fréquence des interactions à l'aide d'images vidéo

Les différents types de comportements observés entre les larves de homard et les moules sont illustrés à la Figure 9. Dans la première série d'observations réalisée sur une période de 20 minutes avec des moules en provenance de Carleton, 166 interactions ont été observées entre les larves de homard et une moule. Le comportement le plus fréquent (66% des observations) était la nage libre de la larve sans contact avec la moule. Les larves étaient actives et contrôlaient bien leurs mouvements. Les moules filtraient tout au long de l'expérience et les larves n'étaient pas affectées par les courants inhalant ou exhalant des moules (Figure 9a). Des larves ont même été vues entrant et sortant du siphon inhalant sans que la moule ne réagisse. Toutefois, lorsque la larve touchait le manteau de la moule, celui-ci se refermait aussitôt, sans toutefois que la coquille ne se referme. Ce comportement a été observé à plusieurs reprises (27% des observations). Dans de telles situations, on pouvait voir la larve s'enfuir rapidement (Figure 9b). À quelques reprises (5% des observations), nous avons observé des larves en contact étroit avec la paroi extérieure des coquilles de la moule sans causer de réaction de la part de la moule (Figure 9c). À deux occasions (1% des observations), une larve a été emprisonnée pendant quelques secondes dans le manteau de la moule et a pu s'échapper par la suite. Dans le premier cas, la larve est entrée tête première dans le siphon inhalant de la moule. Le manteau s'est refermé sur la première moitié de la larve et elle est restée prise. Après 2 secondes, le manteau s'est ouvert à nouveau et la larve s'est aussitôt enfuie avec des battements brusques de l'abdomen (Figure 9d). Dans le deuxième cas, une larve a touché le manteau de la moule avec son abdomen. Le manteau s'est aussitôt refermé et la larve est restée prise pendant une fraction de seconde. La larve s'est enfuie dès que le manteau s'est ouvert à nouveau. À une occasion (<1% des observations), nous avons vu une larve entrer dans la moule, mais ne l'avons pas vu en ressortir, ni par le siphon inhalant ou

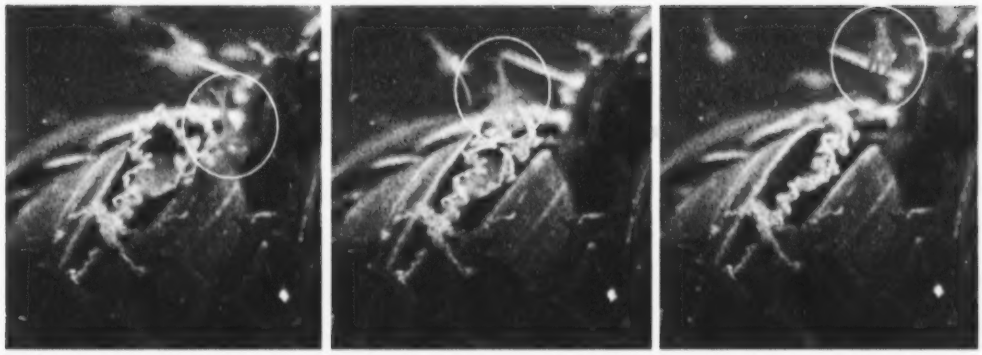
exhalant. Dans ce dernier cas, la larve nageait très peu et de façon erratique. Elle est ensuite tombée sur le manteau de la moule qui s'est aussitôt refermé. Pendant deux secondes, on n'apercevait que la tête de la larve. Ensuite, la larve a disparu dans la moule (Figure 9e). Cette dernière observation a été faite vers la fin de l'expérience au moment où il y avait des signes de ralentissement du rythme d'activité des larves.

Dans la deuxième série d'observations, qui a été réalisée sur une période de 30 minutes avec des moules en provenance des îles de la Madeleine, 174 interactions ont été observées entre les larves de homard et une moule. Comme lors de la première série d'observations, les comportements les plus fréquents étaient (a) la nage libre de la larve sans contact avec la moule (74%), (b) le contact de la larve avec le manteau de la moule suivi par la fermeture du manteau et la nage rapide de la larve loin de la moule (18%), (c) le contact de la larve avec la paroi extérieure des coquilles de la moule sans réaction de la part de la moule (7%) (Figure 10). À une occasion (<1%), une larve a été emprisonnée dans la moule mais a pu s'échapper par la suite. La larve nageait très peu et lorsqu'elle est arrivée près du siphon inhalant, elle a semblé avoir été inhalée par la moule. Le manteau et la coquille se sont refermés complètement sur elle. Après 10 secondes, la moule s'est ouverte lentement et la larve se mouvait sur le manteau, mais le manteau s'est encore refermé sur la larve avant qu'elle ne puisse s'échapper. Après quelques secondes, le manteau s'est ouvert à nouveau et la larve a réussi à sortir. La larve était par contre amorphe et coula quelques centimètres avant de reprendre sa nage. Finalement, une larve a disparu dans le siphon inhalant de la moule (<1%). Malgré le fait que la larve nageait, elle ne semblait pas contrôler aussi bien ses mouvements que les autres larves. Elle est entrée en reculant dans le siphon inhalant. Le manteau s'est refermé un instant mais nous n'avons pas vu ressortir la larve ni par le siphon inhalant ou exhalant de la moule. Cette observation a aussi été faite vers la fin de l'expérience au moment où il y avait des signes de ralentissement des larves.

Bien que le nombre d'observations ait été limité à deux moules, il n'en demeure pas moins que la fréquence des comportements observée au cours de ces deux séries d'observations était similaire et reflétait bien aussi les comportements qui avaient été observés précédemment, lors des essais menés avec les béchers.

(a)

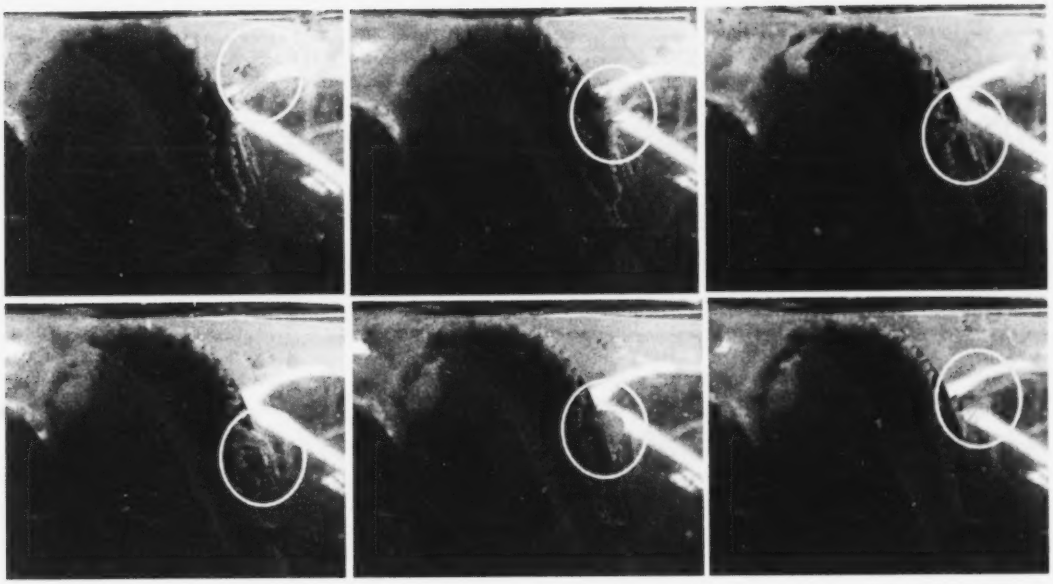
(b)



(c)

Figure 9. Types de comportements observés : (a) la nage libre de la larve sans contact avec la moule, (b) le contact de la larve avec le manteau de la moule suivi par la fermeture du manteau et la fuite de la larve loin de la moule, et (c) le contact de la larve avec la paroi extérieure des coquilles de la moule sans causer de réaction de la part de la moule. Les images (a) et (b) ont été prises avec une moule des îles de la Madeleine tandis que l'image (c) montre une moule de Carleton.

(d)



(e)

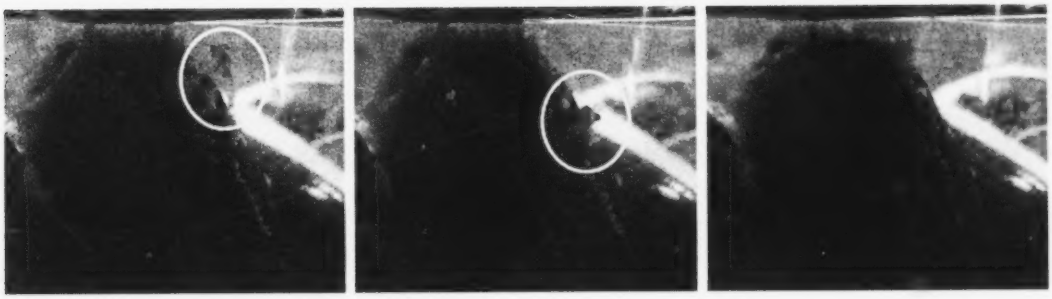


Figure 9 (suite). Types de comportements observés : (d) contact, capture de la larve dans le manteau de la moule suivi de la fuite de la larve suite à l'ouverture du manteau, et (e) contact et emprisonnement de la larve dans la moule. Les images (d) et (e) ont été prises avec une moule de Carleton.

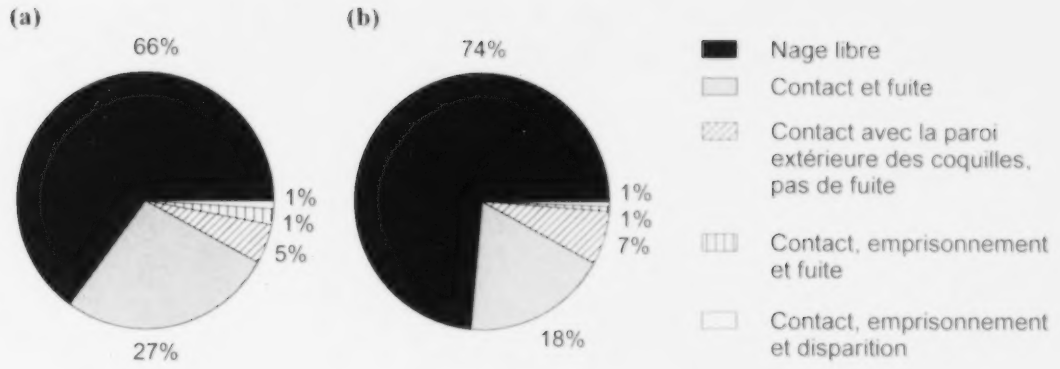


Figure 10. Fréquence d'occurrence de chaque type de comportement observé entre des larves de homard et une moule dans (a) la série 1 (moules de Carleton) et (b) la série 2 (moules des îles de la Madeleine). Au total, 166 interactions ont été dénombrées dans la première série d'observations et 174 dans la deuxième.

4.0 DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats de notre étude indiquent que les larves de homard sont très rarement ingérées par les moules et le cas échéant, il s'agit vraisemblablement de larves affaiblies. Ce résultat n'est pas surprenant et s'explique en grande partie par la mobilité et la taille des larves de homard. En effet, dès l'éclosion, la larve de stade I est déjà très mobile. Quoique moins rapide et moins agile que le stade post-larvaire (stade IV), elle peut néanmoins se déplacer en avançant ou en reculant et vers le haut ou le bas grâce au mouvement des exopodites des péréiopodes et de la troisième paire de maxillipèdes. Elle est aussi capable de reculer très rapidement grâce à une flexion brusque de l'abdomen (voir revue par Ennis 1995). Contrairement à l'étude de Davenport *et al.* (2000) où les artémies et les copépodes n'étaient pas capables de fuir le courant inhalant une fois qu'ils y étaient entraînés, nos images vidéo ont montré que les larves de homard n'étaient pas entraînées dans le courant inhalant des moules. Elles avaient tendance à l'éviter et lorsqu'elles entraient dans le courant, elles étaient capables de ressortir facilement de son emprise. Ennis (1986) a démontré que dans 46-74 % des cas, les larves des stades I à III pouvaient nager pendant 5 minutes dans un courant de 2 $cm \cdot sec^{-1}$. La vitesse du courant inhalant d'une moule d'environ 2 cm de longueur est de l'ordre de 0,1 à 0,6 $cm \cdot sec^{-1}$ selon une étude de Green *et al.* (2003). Malgré un courant inhalant probablement plus élevé, puisque de plus gros individus ont été utilisés dans notre étude, les larves sont entrées et sorties avec aise à quelques reprises dans le courant inhalant et même parfois jusqu'à l'intérieur du siphon inhalant des moules. La larve de homard semblait très bien contrôler ses mouvements autour de la moule, et la moule ne paraissait pas dérangée, en autant qu'il n'y avait pas de contact avec le manteau de cette dernière. Cependant, si les larves touchaient la bordure dentelée du manteau, il y avait fermeture immédiate du siphon inhalant de la moule. Habituellement, cette réponse avait pour effet d'empêcher la larve d'entrer dans la moule d'autant plus que la réaction de la larve au contact du manteau de la moule était de s'enfuir à l'aide de flexions vigoureuses de l'abdomen. Ce type de comportement de fuite avait aussi été observé pour les copépodes dans l'étude de Davenport *et al.* (2000). Il est à noter qu'il n'a pas semblé y avoir de différences dans le comportement de moules selon leur provenance.

Au cours de nos observations, il y a cependant eu cinq occasions où des larves sont restées prises dans le siphon inhalant de la moule lorsque ce dernier s'est refermé. Dans trois cas sur cinq, les larves en sont ressorties. Cependant, contrairement à ce qui a été observé par Davenport *et al.* (2000), nos images vidéo ont montré que les larves n'ont généralement pas été enduites de mucus ni inhalées à nouveau par la moule lorsque celle-ci s'est rouverte. Dans les deux autres cas toutefois, les larves ont disparu dans le siphon inhalant et malgré la réouverture de la moule, elles n'ont pas été revues. Il est important de mentionner ici que ces deux cas ont été observés à la fin des expériences. Vers la fin des expériences, les larves montraient des signes évidents de ralentissement et nageaient moins. Lorsque la larve cesse ses battements, elle se met à couler (Herrick 1895). Il est possible que les larves aient tout simplement coulé à l'intérieur de la moule. Ceci pourrait d'ailleurs expliquer le fait que quelques larves n'aient pas été retrouvées à la fin des essais 1, 3 et 4 de l'expérience 2. Nous ne connaissons pas la cause de ce ralentissement. Des calculs sommaires semblent indiquer cependant que ce ralentissement ne serait pas

dû à l'accumulation de déchets métaboliques azotés provenant des moules. Une estimation de la concentration de NH_4 attendue dans les béchers à la fin des expériences a été faite en nous basant sur les travaux de Hawkins *et al.* (1983, 1985 et 1986). Les résultats obtenus indiquent que les niveaux de NH_4 étaient environ 100 fois moins élevés que ceux où des effets nocifs se font sentir chez les larves de homard de stade I (Young-Lai *et al.* 1991). Cependant, bien qu'un mécanisme de brassage de l'eau ait été mis en place dans les expériences, il n'est pas impossible que les taux d'oxygène aient pu descendre à des niveaux assez bas pour causer ce ralentissement. Cependant, des mesures directes du taux d'oxygène dans l'eau n'ont pas été faites et ne nous permettent pas de vérifier cette hypothèse.

Davenport *et al.* (2000) ont constaté que les moules peuvent être partiellement carnivores et ingèrent de temps en temps de grands organismes (3-6 mm). Par contre, la fréquence de ces organismes dans les contenus stomacaux des moules (30-35 mm) était seulement de 0,8%. Bien que Lehane et Davenport (2002) ont aussi trouvé du mesozooplancton > 3 mm dans des moules mesurant entre 1,6 et 6,1 cm, la longueur moyenne des proies variait surtout entre 450 et 600 µm. On peut donc s'attendre à ce que l'occurrence des larves de homard dans les moules soit assez faible, étant donné que leur taille est plus élevée d'un ordre de grandeur que celle des organismes généralement recensés dans les estomacs de moules.

Bien que la mobilité des larves de homard de stade I soit suffisante pour contrer les courants induits par l'activité de filtration des moules, il en est autrement en ce qui concerne les courants marins. La distribution horizontale des larves de stade I est largement dépendante des courants de surface et il existe donc une possibilité réelle pour que les larves de homard soient entraînées passivement vers des sites de mytiliculture. Dans certaines zones, les installations mytilicoles peuvent occuper de grandes superficies, augmentant les probabilités de rencontre entre les moules et les larves de homard. De plus, selon les stratégies de récolte commerciale, les boudins sont susceptibles de contenir des moules d'assez grande taille (> 50 mm) au moment de l'apparition des larves dans la colonne d'eau. À titre d'information, aux îles de la Madeleine, les larves de homard commencent à apparaître dans le milieu dès les premiers jours de juillet et sont très abondantes au cours des deux premières semaines de juillet (Hudon *et al.* 1986, Ouellet *et al.* 2001). L'émergence de larves de stade I se poursuit jusqu'à la fin août, mais en moins grande quantité.

Bien qu'il puisse y avoir un chevauchement entre la distribution des larves de homard et l'emplacement des parcs mytilicoles, on peut penser que les probabilités de rencontre des larves de homard avec les moules soient assez faibles en raison de la distribution verticale des larves de homard par rapport à la profondeur des boudins d'élevage. Les larves de stade I n'occupent pas toute la colonne d'eau et se retrouvent principalement en surface, jusqu'à environ 1-2 mètres de profondeur. Les larves de stade I font des migrations journalières et se retrouvent près de la surface (0-0,8 m) à l'aube et au crépuscule. On les retrouve réparties uniformément entre 0 et 1,6 m le jour et jusqu'à 2,4 m la nuit (Hudon *et al.* 1986). Cette affinité pour les eaux de surface est encore plus marquée aux stades II, III et IV (Hudon *et al.* 1986). Ce comportement pourrait conférer

aux larves de homard une certaine protection à l'égard des moules d'élevage puisque ces dernières sont élevées sous la surface de l'eau. En effet, l'élevage des moules au Québec se fait à l'intérieur de boudins suspendus à une ligne flottante (filière). Les filières portant les boudins sont généralement immergés à 1-2 m de profondeur en été (Lagier 2001). Aux îles de la Madeleine, les boudins d'élevage sont placés à des profondeurs supérieures à 2 mètres (C. W. McKindsey, observations personnelles). De plus, les boudins sont généralement espacés entre eux de 0,75 m à 1,0 m et les filières de 20-30 m (Lagier 2001), ce qui laisse aux larves un espace pour se mouvoir et se déplacer.

La mobilité, la taille et le comportement des larves de stade I de homard en font une proie peu probable pour les moules d'élevage. Au cours des expériences que nous avons menées, aucune larve en apparence vigoureuse n'a été ingérée par les moules et ce, malgré le contact étroit que nous avons provoqué. Seules des larves en apparence affaiblies ont été ingérées par les moules et ce en très petit nombre. Selon nos observations, rien n'indique que l'ingestion des larves de homard par les moules peut constituer un danger pour les populations de homard.

5.0 REMERCIEMENTS

Les auteurs aimeraient remercier Jean-Pierre Allard, Nathalie Paille et Richard Larocque pour leur soutien technique ainsi que Michel Fournier des îles de la Madeleine et Réjean Allard de Carleton pour l'approvisionnement en moules. Les auteurs remercient également Guglielmo Tita et Charley Cyr pour leurs commentaires judicieux sur le manuscrit.

6.0 RÉFÉRENCES

Bayne, B.L. et R.C. Newell. 1983. Physiological energetics of marine molluscs. *In* The Mollusca. Vol. 4. *Edited by* K.M. Wilbur et A.S. Saleuddin. Academic Press, New York, pp. 407-515.

Carlberg, J.M. et J.C. Van Olst. 1976. Brine shrimp (*Artemia salina*) consumption by larval stages of the American lobster (*Homarus americanus*) in relation to food density and water temperature. Proc. Annual Meeting World Mariculture Soc. 7 : 373-389.

Cowden, C., C.M. Young et F.S. Chia. 1984. Differential predation on marine invertebrate larvae by two benthic predators. Mar. Ecol. Prog. Ser. 14 : 145-149.

Davenport, J., R.J.J.W. Smith et M. Packer 2000. Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 198 : 131-137.

Ennis, G.P. 1986. Swimming ability of larval American lobsters, *Homarus americanus*, in flowing water. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43 : 2177-2183.

Ennis, G.P. 1995. Larval and postlarval ecology. *In* Biology of the lobster *Homarus americanus*. *Edited by* J.R. Factor. Academic Press, San Diego, pp. 23-46.

Factor, J.R. 1995. Introduction, anatomy, and life history. *In* Biology of the lobster *Homarus americanus*. *Edited by* J.R. Factor. Academic Press, San Diego, pp. 1-11.

Gouvernement du Québec. 2002. L'état de la mariculture au Québec, édition 2002. Portrait réalisé en collaboration par le MAPAQ, la SODIM, le CSMOPM et le RMQ, Québec. 76 p.

Green, S., A.W. Visser, J. Titelman et T. Kiorboe. 2003. Escape responses of copepod nauplii in the flow field of the blue mussel, *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 142 : 727-733.

Griffiths, C.L. and R.J. Griffiths. 1987. *In* Bivalvia. Vol. 2 : Bivalvia through Reptilia. *Edited by* T.J. Pandia and F.J. Vernberg. Animal energetics. Academic Press, New York, pp. 1-88.

Hawkins, A.J.S., B.L. Bayne et A.J. Day. 1986. Protein turnover, physiological energetics and heterozygosity in the blue mussel, *Mytilus edulis*: the basis of variable age-specific growth. Pro. R. Soc. Lond. B. 229 : 161-176.

Hawkins, A.J.S., P.N. Salkeld, B.L. Bayne, E. Gnaiger et D.M. Lowe. 1985. Feeding and ressource allocation in the mussel *Mytilus edulis*: evidence for time-averaged optimization. Mar. Ecol. Prog. Ser. 20 : 273-287.

Hawkins, A.S., B.L. Bayne et K.R. Clarke. 1983. Co-ordinated rhythms of digestion, absorption and excretion in *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mollusca). Mar. Biol. 74 : 41-48.

Herrick, F. H. 1895. The American Lobster: A Study of its Habits and Development. Bulletin of the U.S. Fisheries Commission 15 : 1-252.

Horsted, S.J., T.G. Nielson, B. Rieman, J. Pock-Steen et P.K. Bjøernsen. 1988. Regulation of zooplankton by suspension-feeding bivalves and fish in estuarine enclosures. Mar. Ecol. Prog. Ser. 48 : 217-224.

Hudon, C., P. Fradette et P. Legendre. 1986. La répartition horizontale et verticale des larves de homard (*Homarus americanus*) autour des îles de la Madeleine, golfe du Saint-Laurent. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43 : 2164-2176.

Jones, H.D., O.G. Richards et S. Hutchinson. 1990. The role of ctenidial abfrontal cilia in water pumping in *Mytilus edulis*. L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 143 : 15-26.

Jørgensen, C.B. 1991. Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen, Fredensborg, 140 p.

Lagier, M. 2001. Guide de démarrage d'une entreprise maricole. Comité sectoriel de main d'œuvre des pêches maritimes. Société de développement de l'industrie maricole. 205 p. + annexes.

Lehane, C. et J. Davenport. 2002. Ingestion of mesozooplankton by three species of bivalve; *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Aequipecten opercularis*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 82 : 615-619.

Meyer, H. A. et K. Möbius. 1872. Fauna der Kieler Bucht. Zweiter Band: Die Prosobranchia und Lamellibranchia nebst einem Supplement zu den Opisthobranchia. Leipzig. W. Engelmann. 139 p.

Nelson, T.C. 1933. On the digestion of animal forms by the oyster. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 30 : 1287-1290.

Norén, F., J. Haamer et O. Lindhal. 1999. Changes in the plankton community passing a *Mytilus edulis* mussel bed. Mar. Ecol. Prog. Ser. 191 : 187-194.

Ouellet, P., D. Lefaivre et J.-P. Allard. 2001. Abondance des larves de homard (*Homarus americanus*) et disponibilité des postlarves pour l'établissement benthique aux Îles-de-la-Madeleine; sud du golfe du Saint-Laurent (Québec). *In* Symposium sur le Programme intégré sur le homard canadien et son environnement (PINHCE) : Résumés et sommaires des travaux. *Edité par* M. J. Tremblay et B. Sainte-Marie. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2328. pp. 17-21.

Phinney, D.A. et C.S. Yentsch. 1985. A novel phytoplankton chlorophyll technique: Towards automated analysis. J. Plankton Res. 7 : 633-642.

Savage, R.E. 1925. The food of the oyster. Fishery Investigations, Series 2, 8 : 1-50.

Young-Lai W.W., M. Charmantier-Daures et G. Charmantier. 1991. Effect of ammonia on survival and osmoregulation in diferent life stages of the lobster *Homarus americanus*. Mar. Biol. 110 : 293-300.